番茄对不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用的响应

辜睿[1]，蒲磊[1]，李军亚[2]，赵平[3]，雷泞菲[1*]

(1. 成都理工大学生态环境学院，成都 610059；2. 四川省地质矿产勘查开发局四〇五地质队，四川 都江堰 611830；3. 贵州省地质矿产勘查开发局一〇五地质大队，贵阳 550018)

摘要 外来入侵植物分泌的化感物质能够影响本地植物的生长生理特性，养分水平对入侵植物的化感潜力有重要影响。通过将番茄植株分别与同种番茄、南美蟛蜞菊、蟛蜞菊植株相邻原位种植，以 15%、25%、50%、75%的 Hoagland 培养液模拟不同养分水平开展温室控制实验，探究不同养分水平下入侵植物南美蟛蜞菊及其亲缘植物蟛蜞菊的化感作用对本地植物番茄叶绿素荧光参数及生物量的影响。结果表明：（1）番茄在 75%养分水平下的叶绿素荧光参数和生物量显著优于其余三个养分水平。（2）随着养分水平降低，番茄叶片的 PSII 最大光化学效率（F_v/F_m）、PSII 实际光合量子产量[Y(II)]、光化学淬灭系数（q_p）及植株的总生物量显著减少，非光化学淬灭系数（NPQ）和植株根系生物量的分配比例增加。（3）在 25% Hoagland 培养液处理下，与南美蟛蜞菊混植番茄的 F_v/F_m、Y(II)、q_p 和总生物量显著低于与蟛蜞菊混植番茄，NPQ 和根系生物量的分配比例显著高于与蟛蜞菊混植番茄。上述结果说明南美蟛蜞菊和蟛蜞菊可能通过根系分泌化感物质抑制番茄的生长发育，且南美蟛蜞菊的化感作用强于蟛蜞菊，而增加栽培基质中的养分水平可以显著降低南美蟛蜞菊和蟛蜞菊对番茄的化感胁迫作用。

关键词 化感作用，养分水平，叶绿素荧光参数，总生物量，生物量分配

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A

Allelopathic effects of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* on leaf chlorophyll fluorescence parameters and biomass of *Lycopersicon esculentum* under different nutrient availabilities

GU Rui[1], PU Lei[1], LI Junya[2], ZHAO Ping[3], LEI Ningfei[1*]

(1. *Institute of Ecological Environment, Chengdu University of Technology*, Chengdu 610059, China; 2. 405 *Geological Brigade of Sichuan Bureau of Geology & Mineral Resources*, Dujiangyan 611830, Sichuan, China; 3. 105 *Geological Brigade of Guizhou Bureau of Geology & Mineral Resources*, Guiyang 550018, China)

Abstract：Allelochemicals secreted by invasive alien plants can affect the growth and physiological characteristics of native plants, and nutrient availabilities have an important influence on the allelopathic potential of invasive plants. The *Lycopersicon esculentum* planted in situ was adjacent to the same species of *L. esculentum*, *Wedelia trilobata* and *W. chinensis*, and 15%, 25%, 50% and 75% Hoagland solution were simulated different nutrient availabilities in greenhouse control experiments, in order to investigate the allelopathic effects of the invasive plant *W. trilobata* and its native congener *W. chinensis* on leaf chlorophyll fluorescence parameters and biomass of the native plant *L. esculentum* under different nutrient availabilities. The results were as follows: (1) The chlorophyll fluorescence parameters and biomass of *L. esculentum* at 75% Hoagland solution were significantly higher than the other three nutrient availabilities. (2) As the nutrient availabilities decreased, PSII maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), effective PSII quantum yield [Y(II)], photochemical quenching coefficient (q_p) of *L. esculentum* leaves and the total biomass of *L. esculentum* plants were markedly reduced, while

基金项目：四川省科技计划项目(2019YFN0148)；贵州省科技计划项目([2019]1424)；四川省十三五育种攻关项目(2016NYZ0021)；[Supported by the Science and Technology Program of Sichuan Province(2019YFN0148); Science and Technology Program of Guizhou Province([2019]1424)；Thirteenth Five-Year Breeding Program of Sichuan Province(2016NYZ0021)]。

作者简介： 辜睿（1993-），女，四川眉山人，硕士研究生，主要从事植物资源保护与利用研究，（E-mail）675011034@qq.com。

[*]**通讯作者：**雷泞菲，博士，教授，主要从事植物资源保护与利用研究，（E-mail）470226504@qq.com。

non-photochemical quenching coefficient (*NPQ*) and the biomass allocation to roots were increased. (3) Under 25% Hoagland solution, F_v/F_m, *Y*(II), q_p and total biomass of *L. esculentum* planted with *W. trilobata* were remarkably lower than those of *L. esculentum* planted with *W. chinensis*, *NPQ* and the biomass allocation to roots were evidently higher than those of *L. esculentum* planted with *W. chinensis*. The above results demonstrate that *W. trilobata* and *W. chinensis* may inhibit the growth of *L. esculentum* through the secretion of allelochemicals in roots, and the allelopathic effect of *W. trilobata* is stronger than *W. chinensis*. Therefore, increasing nutrient availabilities in cultivation substrate can dramatically reduce the allelopathic effects of *W. trilobata* and *W. chinensis* on *L. esculentum*.

Key words: allelopathy, nutrient availability, chlorophyll fluorescence parameters, total biomass, biomass allocation

南美蟛蜞菊（*Wedelia trilobata*）为原产南美洲的菊科蟛蜞菊属植物（Zeng et al., 2012; Qi et al., 2014），具有强大的无性繁殖能力和抗干扰能力，在我国东北部、东部、南部及沿海等地广泛分布，主要生长于路边、水沟、草地和农田边沿，同时攀援于公园、风景区、住宅绿地等地（Wu et al., 2005b; Song et al., 2010）。近年来，由于南美蟛蜞菊的肆意蔓延，加之农民在清除田埂杂草时常被作为有机肥踩入水田中浸沤或被作为绿肥用以覆盖旱地作物，导致南美蟛蜞菊频发于农田，造成农作物严重缺苗，且普遍长势较差、产量较低（聂呈荣等, 2004; Wu et al., 2008; Xie et al., 2010）。蟛蜞菊（*Wedelia chinensis*）是与南美蟛蜞菊同科同属的本土物种，与南美蟛蜞菊具有相同的生活史特征，主要分布于我国东、南部省（区），尚未对生长地的生态系统造成危害（易立等, 2014; 袁伟影等, 2017）。

外来入侵植物主要通过根系分泌、茎叶挥发、雨水淋溶和残留物腐解等途径产生化感物质抑制本地植物的生长发育（Bainard et al., 2009; Kim et al., 2011; 周健等, 2017）。浸提法是目前国内外研究植物化感作用最常用的方法，即采用无机或有机溶剂作为浸提剂提取植物组织或土壤有机质中的化感物质作用于另一植物的种子或幼苗（阎飞等, 2000）。研究表明，南美蟛蜞菊不同部位的浸提液对油菜、菜心、萝卜、水稻、番茄等常见农作物的种子萌发、根系活力、光合特性、幼苗生长等都具有一定的危害（Nie et al., 2005; 孙见凡等, 2013; Zhang et al., 2013; 柯展鸿等, 2014）。将蟛蜞菊的浸提液作用于萝卜和菜心种子，结果显示两种作物的种子萌发和幼苗生长也受到了显著的抑制（柯展鸿等, 2014）。然而，化感物质在浸提过程中可能会发生化学变化，导致提取的化感物质与自然条件下所产生的化感物质在质与量上均有所区别（陈绍莉等, 2010; Zimdahl, 2018）。此外，土壤中包含昆虫、细菌、真菌等复杂的生物群落，这些生物可能会参与化感物质的变迁过程，导致化感物质的转化或转移（Jabran et al., 2013）。虽然浸提法存在潜在的问题，但国内外对于开展南美蟛蜞菊与本地植物混种的共培养试验较少。吴易等（2014）进行了南美蟛蜞菊与番茄共培养的盆栽试验，但并未采取措施将两种植物的根系分隔，因此无法区分抑制番茄生长的因素是南美蟛蜞菊的化感作用还是竞争作用。

植物产生和释放化感物质的能力与土壤养分水平的变化密切相关（肖辉林等, 2006; 陈淑芳, 2009; 李秋玲等, 2012）。土壤养分胁迫条件使喀麦隆森林中大多数草本植物叶片中的酚酸类化感物质显著增加（Mckey et al., 1978），也使得植物产生的萜类化感物质大大增加（Sombrero, 1992）。杂草胜红蓟（*Ageratum conyzoides*）挥发油在不同养分水平下的化感作用强度具有显著性差异，随着养分水平的降低，胜红蓟挥发油对萝卜、绿豆和黑麦草的化感作用明显增强（徐涛等, 1999）。但也有相反的研究结果，土壤中养分的缺乏降低了烟叶中绿原酸的含量（Armstrong et al., 1971）。与较高水肥条件相比，较低水肥环境下的水稻化感品种华航 1 号的化感潜力下降，且化感物质没有显著变化（胡飞等, 2003）。

叶绿素荧光与光合作用中各反应过程紧密相关，任何外界环境变化对光合作用各过程产生的影响都可通过体内叶绿素荧光诱导动力学变化反映出来（蔡建国等, 2017; 徐晨等, 2018）。叶绿素荧光动力学测定技术快捷、灵敏、无需破坏细胞，更能反映植物“内在性”的特点，因而被视为研究植物光合作用与环境关系的内在探针。近年来，这项技术被广泛用于植物生长的光合机理、逆境生理等研究领域（鲍海泳等, 2013）。生物量作为植物积累物质最基本的数量特征，反映了植物获取能量的能力，当植物遭受胁迫时，生物量降

低（胡玉昆等, 2007）。同时，环境因素会影响植物地上地下生物量的分配格局，当处于优越生境时，植物将更多的生物量用于生长、地上生物量的分配增加；当处于干扰生境时，植物将更多的生物量用于生存、地下生物量的分配增加（马冰等, 2016）。

本研究选取南美蟛蜞菊和蟛蜞菊两种亲缘关系较近的菊科植物为作用对象，以对化感作用较敏感的常见农作物番茄为指示对象，通过在温室进行控制试验，探究在不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊对番茄的化感作用，为生产实践中调控植物化感潜力保护农作物提供一定的理论依据。

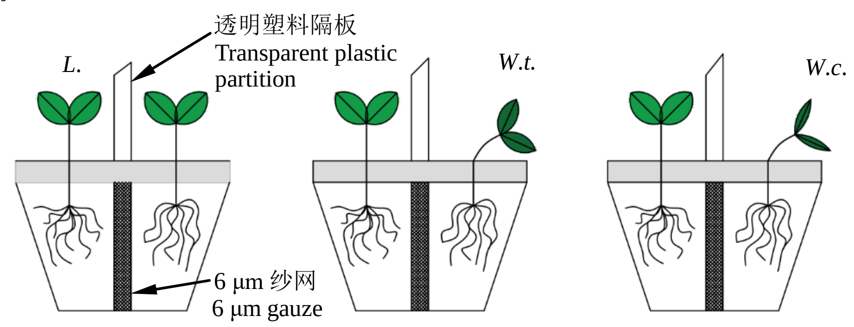
1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2019 年在四川师范大学温室大棚内进行，番茄种子购自商业种子供应商（Rieger-Hofmann, Germany），将种子在培养室中预培养 4 至 7 周，2019 年秋选取长势良好且一致的番茄幼苗备用，并从田间采集了生长整齐一致的南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的克隆分株为材料。

试验采用 3 种种植方式，分别为单一番茄种植、番茄与南美蟛蜞菊混植、番茄与蟛蜞菊混植。设置 4 个养分水平，以不同稀释倍数的 Hoagland 培养液（$CaNO_3 \cdot 4H_2O$ 945 mg·L^{-1}，KNO_3 506 mg·L^{-1}，NH_4NO_3 80 mg·L^{-1}，KH_2PO_4 136 mg·L^{-1}，$MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 493 mg·L^{-1}，铁盐溶液 2.5 ml·L^{-1}，微量元素液 5 ml·L^{-1}，pH 6.0）代表不同的养分水平，分别为 15%、25%、50%、75%，以一周为施肥周期，对各花盆施加 350 mL 对应浓度的培养液。试验共计 12 个处理组合，每个处理组合重复 10 次。

将选取好的试验植株移栽于上口径 12 cm、下口径 10 cm、高 13 cm 盛有石英砂的 PVC 塑料花盆，用孔径 6 μm 的纱网将花盆内部平均分隔，一边种植番茄幼苗，另一边种植同种番茄幼苗或南美蟛蜞菊幼苗或蟛蜞菊幼苗，移栽完成后，花盆上部用透明塑料隔板将两株幼苗分隔开，并保持花盆内无落叶等杂物（图 1）。试验期间适时适量浇水，使水分条件处于满足植物生长需要的非限制状态。将花盆置于温室大棚内，进行常规栽培管理。60 d 后，选择番茄完全展开的功能叶片测定叶绿素荧光参数，测定完成后，收获番茄植株测定生物量。



番茄植株分别与同种番茄、南美蟛蜞菊、蟛蜞菊植株相邻种植。***L.*** 番茄；***W. t.*** 南美蟛蜞菊；***W.c.*** 蟛蜞菊。

Growing *Lycopersicon esculentum* adjacent to the same species of *L. esculentum*, *Wedelia trilobata*, *W. chinensis*. ***L.*** *Lycopersicon esculentum*; ***W.t.*** *Wedelia trilobata*; ***W.c.*** *W. chinensis*.

图 1 实验设计示意图

Fig.1 Schematic diagram of the experiment design

1.2 试验方法

在植株生长的最后一周，选择晴好天气，于上午 9:00—11:00 测定番茄叶片的叶绿素荧光参数，具体参照尹海龙等（2013）的方法进行。采用便携式叶绿素荧光仪（PAM-2500, Walz, Germany）测定荧光动力学曲线，从荧光动力学参数解析出以下荧光参数：PSII 最大光化学效率（F_v/F_m）、PSII 实际光合量子产量 [Y(II)]、光化学淬灭系数（q_p）、非光化学淬灭系数（NPQ）。

生长结束后，收获所有的番茄植株进行生物量的测定。将番茄植株用清水洗净，分离地上和地下部位，于 85 ℃烘箱中烘干至恒重后，称量，分别记录地上和地下部位的生物量。

1.3 数据分析

利用 Excel 整理原始数据；运用 SPSS 23.0（SPSS，Chicago，IL，USA）统计软件，采用双因素方差分析法分析种植方式、养分水平以及二者交互作用对番茄叶片叶绿素荧光参数和植株生物量的影响，并进行显著性检验（Duncan 法, P < 0.05），结果表明种植方式、养分水平以及二者交互作用对叶绿素荧光参数和生物量的影响均具有显著性（表 1）；采用 Origin 9.1 绘制图形。

表 1　种植方式、养分水平及二者交互作用对番茄叶绿素荧光参数、总生物量和生物量分配的影响

Table 1 Effects of cropping patterns, nutrient availabilities and their interaction on chlorophyll fluorescence parameters, total biomass and biomass allocation of *Lycopersicon esculentum*

因素 Effect	自由度 *DF*	F_v/F_m		*Y*(II)		q_p		*NPQ*		T_b		*BGB/AGB*	
		F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
种植方式 Cropping patterns	2	448	**≤0.001**	522	**≤0.001**	135	**≤0.001**	84	**≤0.001**	58	**≤0.001**	23	**≤0.001**
养分水平 Nutrient availabilities	3	682	**≤0.001**	645	**≤0.001**	150	**≤0.001**	101	**≤0.001**	285	**≤0.001**	35	**≤0.001**
种植方式×养分水平 Cropping patterns × nutrient availabilities	6	93	**≤0.001**	23	**≤0.001**	13	**≤0.001**	14	**≤0.001**	5	**≤0.001**	9	**≤0.001**

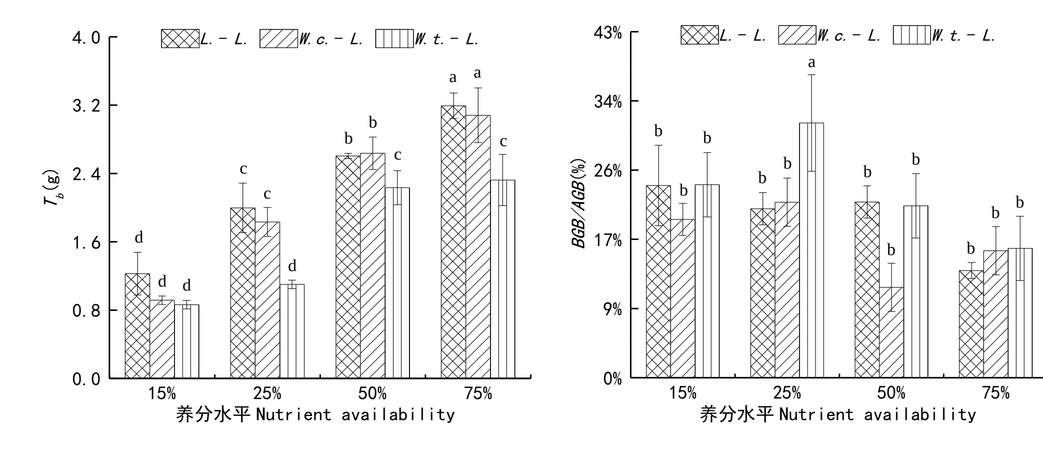
注：$\boldsymbol{F_v/F_m}$. PSII 最大光化学效率；***Y*(II)**. PSII 实际光合量子产量；$\boldsymbol{q_p}$. 光化学淬灭系数；***NPQ***. 非光化学淬灭系数；$\boldsymbol{T_b}$. 总生物量；***BGB/AGB***. 地下生物量/地上生物量。*P* <0.05 的值用粗体表示。

Note：$\boldsymbol{F_v/F_m}$. PSII maximum photochemical efficiency; ***Y*(II)**. Effective PSII quantum yield; $\boldsymbol{q_p}$. Photochemical quenching coefficient; ***NPQ***. Non-photochemical quenching coefficient; $\boldsymbol{T_b}$. Total biomass; ***BGB/AGB***. The ratio of belowground and aboveground biomass. Values with *P*<0.05 are in bold.

2　结果与分析

2.1 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄生物量的影响

在 15%养分水平下，单植和混植番茄的 T_b 和 *BGB/AGB* 差异不显著。养分水平为 25%时，混植番茄间出现了显著性差异，与南美蟛蜞菊混植番茄的 T_b 显著低于蟛蜞菊混植番茄，其 *BGB/AGB* 显著高于蟛蜞菊混植番茄。当养分水平为 50%时，与南美蟛蜞菊混植番茄的 T_b 仍显著低于蟛蜞菊混植番茄，且这一显著性持续至 75%养分水平，而 *BGB/AGB* 随养分水平的增加未出现显著性差异（图 2）。



$\boldsymbol{T_b}$. 总生物量；***BGB/AGB***. 地下生物量/地上生物量。不同小写字母表示差异显著（*P*＜0.05）。番茄植株分别与同种番茄、南美蟛蜞菊、蟛蜞菊植株相邻种植。***L.*** 番茄；***W.t.*** 南美蟛蜞菊；***W.c.*** 蟛蜞菊。下同。

$\boldsymbol{T_b}$. Total biomass; ***BGB/AGB***. The ratio of belowground and aboveground biomass.Different small letters mean significant

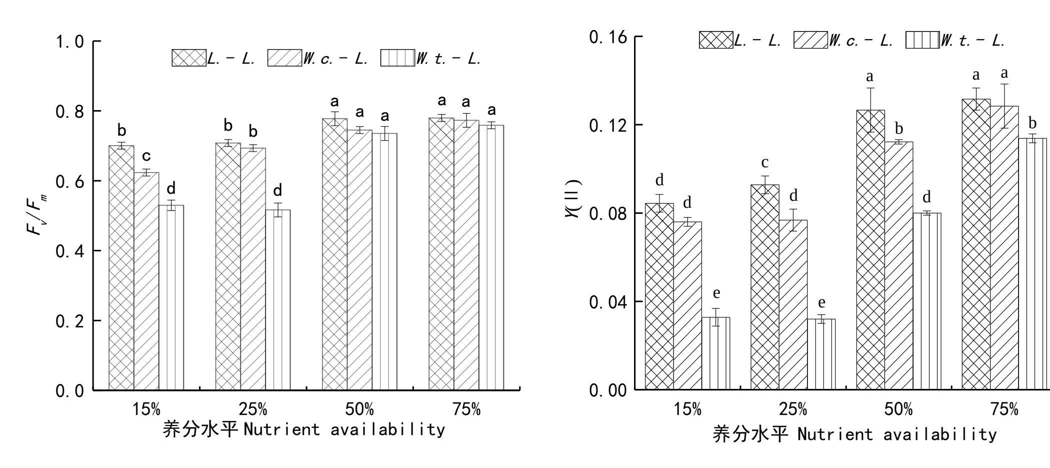
differences (P< 0.05). ***L.*** *Lycopersicon esculentum*; ***W.t.*** *Wedelia trilobata*; ***W.c.*** *W. chinensis*. The same below.

图 2 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄总生物量(T_b)与地下地上生物量比值(*BGB*/*AGB*)的影响

Fig.2 Allelopathic effects of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* on total biomass (T_b) and the ratio of belowground and aboveground biomass (*BGB*/*AGB*) of *Lycopersicon esculentum* under different nutrient availabilities

2.2 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄 F_v/F_m 与 *Y*(II)的影响

在 15%养分水平下，混植番茄的 F_v/F_m 和 *Y*(II)具有显著性差异，与南美蟛蜞菊混植番茄的 F_v/F_m 和 *Y*(II)显著低于蟛蜞菊混植番茄，且这一显著性在 25%养分水平下同样存在。当养分水平为 50%和 75%时，3 种种植方式下番茄的 F_v/F_m 显著性差异消失，而与南美蟛蜞菊混植番茄的 *Y*(II)仍显著低于蟛蜞菊混植番茄（图 3）。



F_v/F_m. PSII 最大光化学效率；***Y*(II)**. PSII 实际光合量子产量。

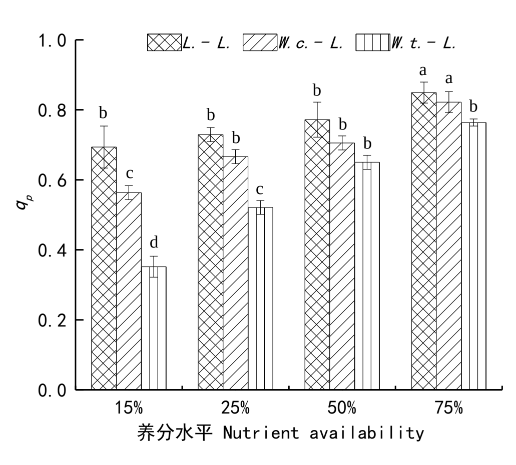
F_v/F_m. PSII maximum photochemical efficiency; ***Y*(II)**. Effective PSII quantum yield.

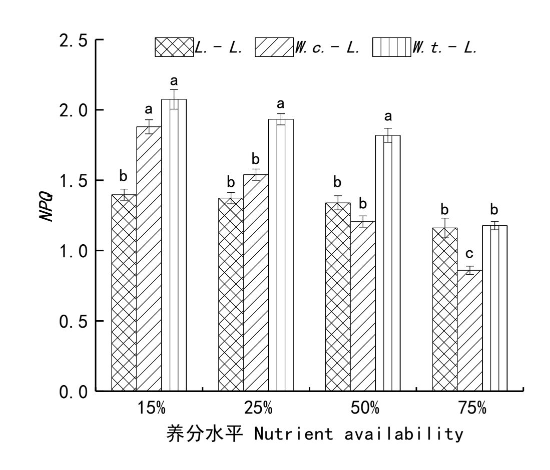
图 3 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄 PSII 最大光化学效率（F_v/F_m）与 PSII 实际光合量子产量[*Y*(II)]的影响

Fig.3 Allelopathic effects of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* on PSII maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and effective PSII quantum yield [*Y*(II)] of *Lycopersicon esculentum* under different nutrient availabilities

2.3 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄 q_p 与 *NPQ* 的影响

在 15%养分水平下，与南美蟛蜞菊混植番茄的 q_p 显著低于蟛蜞菊混植番茄，而二者的 *NPQ* 差异不显著。当养分水平为 25%时，混植番茄的 q_p 和 *NPQ* 均具有显著性差异，与南美蟛蜞菊混植番茄的 q_p 显著低于蟛蜞菊混植番茄，其 *NPQ* 显著高于蟛蜞菊混植番茄。当养分水平为 50%时，混植番茄间 q_p 的显著性差异消失，*NPQ* 的显著性差异持续。而在 75%养分水平下，混植番茄间 q_p 和 *NPQ* 的显著性差异亦同时存在（图 4）。





q_p. 光化学淬灭系数；*NPQ*. 非光化学淬灭系数。

q_p. Photochemical quenching coefficient; ***NPQ***. Non-photochemical quenching coefficien.

图 4 不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄光化学淬灭系数(q_p)与非光化学淬灭系数(*NPQ*)的影响

Fig.4 Allelopathic effects of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* on photochemical quenching coefficient (q_p) and non-photochemical quenching coefficient (*NPQ*) of *Lycopersicon esculentum* under different nutrient availabilities

3 讨论

3.1 南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用对番茄生长生理特性的影响

外来入侵植物产生的化感物质具有多种生理作用，能够对本地植物的光合特性、抗性生理特性，以及形态生长产生不利影响。化感物质通过降低叶片光合速率，抑制光反应中的原初光能转换、电子传递、光合磷酸化和光合作用暗反应的过程，从而限制植物营养生长，最终影响生物量积累（赵高卷等, 2014; 张如义等, 2016）。与单植番茄相比较，混植番茄的叶绿素荧光参数显著更低，其中与南美蟛蜞菊混植番茄的荧光参数显著低于与蟛蜞菊混植番茄，表明南美蟛蜞菊和蟛蜞菊根系分泌了化感物质，使得番茄叶片 PSII 反应中心的活性显著降低，导致光能利用率显著降低，过剩的光能无法被耗散，进而影响番茄的光合作用过程，导致叶绿素荧光值低于正常生长水平。而且南美蟛蜞菊的化感作用显著强于蟛蜞菊，说明南美蟛蜞菊根系分泌化感物质的量多于蟛蜞菊根系。Nie et al.（2005）发现南美蟛蜞菊抑制了水稻幼苗的代谢，导致其根系活力、叶绿素含量、光合速率和呼吸速率等均有所下降。Zhang et al.（2013）也发现南美蟛蜞菊的化感作用能够抑制油菜叶片中叶绿素的生物合成，造成叶绿素的含量显著降低。

结合光合作用影响机制，说明与南美蟛蜞菊混植番茄的总生物量会低于单植番茄，这也与实验测定结果一致，进一步表明了南美蟛蜞菊对番茄的形态生长产生了化感胁迫作用。Maykel et al.（2016）也证实了南美蟛蜞菊能够对番茄和萝卜的生理响应产生抑制作用进而影响其生长发育。而与蟛蜞菊混植番茄的总生物量及生物量分配却并未表现出与单植番茄的显著性差异，可能是因为在长期的协同进化中，番茄对蟛蜞菊释放的化感物质形成了一定的适应机制。这与柯展鸿等（2014）的推测一致，本地植物与蟛蜞菊长期的适应共生，可能是蟛蜞菊尚未对生长地的生态环境造成危害的原因之一。

3.2 养分水平对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用的影响

土壤养分资源是决定外来植物能否实现成功入侵的重要因素，在自然界中土壤养分含量普遍具有阶梯变化特征（司健华等, 2009; 张远等, 2016）。有研究发现南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的生长对土壤养分的响应不同，南美蟛蜞菊能够根据养分水平调节生长策略以提高竞争力，而蟛蜞菊却没有明显表现出相似的生长策略调整能力（袁伟影等, 2017）。化感作用是提高生存竞争的一种特殊形式，当处于逆境中的植物无法以物理方法满足自身生长的需求时，将把以次生代谢产物为媒介的化学方法上升为重要的竞争手段，因此对有限资源的竞争可能会增加杂草的化感潜力（张重义等, 2010; 邓文红等, 2019）。在 75%养分水平下混植番茄的叶

绿素荧光参数和生物量显著优于其余三个养分水平，而随着养分水平的降低，混植番茄的叶绿素荧光参数和生物量显著降低，表明养分胁迫增强了南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的化感潜力，进而削弱了番茄的资源竞争能力。特别的，与南美蟛蜞菊混植番茄的叶绿素荧光参数和生物量显著低于蟛蜞菊混植番茄，证实了南美蟛蜞菊对养分条件的适应性更强，分泌化感物质的能力更稳定。徐涛等（1999）研究杂草胜红蓟在不同养分水平下的化感作用也呈现出类似的变化趋势。

3.3 不同养分水平下的资源竞争作用

本地植物的生长不仅会受到外来植物化感作用的影响，也会受到种间竞争效应的影响，在共享资源的环境中会存在不同程度的竞争（周雨露等, 2016）。虽然本试验中采用了纱网与挡板分隔两种植物，但由于营养液的流动性，并不能完全排除植物间的资源竞争作用。当养分水平为 75%时，高养分的环境很大程度上弱化了植物间因养分不足产生的资源竞争作用，在该养分下与南美蟛蜞菊混植番茄的叶绿素荧光参数和生物量仍显著低于单植番茄，推测是由于南美蟛蜞菊生长养分未饱和或自身的物种排他性，导致二者间仍存在资源竞争作用。而与蟛蜞菊混植番茄的各项指标与单植番茄大多没有显著性差异，说明该养分能够满足蟛蜞菊和番茄的基本生长需求，二者间的资源竞争作用相对较弱。当养分水平降低至 25%甚至 15%时，养分胁迫迫使南美蟛蜞菊或蟛蜞菊发挥自身生理特性优势以强化养分资源占有，进而增强资源竞争作用。因此，在有限资源环境中，入侵植物将利用生长调控机制竞争养分，且这种资源竞争作用强度会随着养分水平变化而改变。

综上所述，该文从叶绿素荧光参数和生物量的角度，证实了番茄对不同养分水平下南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用的响应差异。此外，南美蟛蜞菊对番茄的化感作用强于蟛蜞菊，而增加栽培基质中的养分水平能够显著降低南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的化感作用，提高番茄叶片的光合效率，促进幼苗的生长发育。但试验还存在一定的设计缺陷，无法量化在养分胁迫下物种间的化感作用与竞争作用，未来还需进一步完善研究植物化感作用的方法。

参考文献：

ARMSTRONG GM, ROHRBAUGH LM, RICE EL, et al., 1971. Preliminary studies on the effect of deficiency in potassium or magnesium on concentration of chlorogenic acid and scopolin in tobacco [J]. Proc Oklahoma Acad Sci, 51:41-43.

BAINARD LD, BROWN PD, PADHYAYA MK, 2009. Inhibitory effect of tall hedge mustard (*Sisymbrium loeselii*) allelochemicals on rangeland plants and arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Weed Sci, 57(4):386-393.

BAO HY, XIAO HL, CHEN HY, et al., 2013. Effects of simulated nitrogen deposition on the chlorophyll fluorescence parameters of the invasive plant *Mikania micrantha* [J]. Ecol Environ Sci, 22(12): 1867-1871. [鲍海泳，肖辉林，陈红跃，等，2013. 模拟氮沉降对入侵植物薇甘菊叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态环境学报，22(12): 1867-1871.]

CAI JG, WEI MQ, ZHANG Y, et al., 2017. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Hydrangea macrophylla* [J]. Chin J Plant Ecol, 41(5): 570-576. [蔡建国，韦孟琪，章毅，等，2017. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物生态学报，41(5): 570-576.]

CHEN SF, 2009. Discussion on influencing factors of plant allelopathy [J]. Chin Agric Sci Bull, 25(23): 258-261. [陈淑芳，2009. 植物化感作用影响因素的探讨[J]. 中国农学通报，25(23): 258-261.]

CHEN SL, ZHOU BL, 2010. Study on extraction, isolation and identification of allelochemicals [J]. Shanghai Veget, 4: 20-21. [陈绍莉，周宝利，2010. 化感物质的提取、分离及鉴定方法的研究[J]. 上海蔬菜，4: 20-21.]

DENG WH, ZHAO XR, ZHANG JQ, et al., 2019. Allelopathic effects of aqueous extracts from *Artemisia ordosica* on four associated herbaceous plants [J]. Acta Ecol Sin, 39(15): 5670-5678. [邓文红，赵欣蕊，张俊琦，等，2019. 沙蒿(*Artemisia ordosica*)水浸提液对 4 种伴生草本植物的化感作用[J]. 生态学报，39(15): 5670-5678.]

HU F, KONG CH, CHEN XH, et al., 2003. Effects of different water, fertility, and light conditions on allelopathic

traits of rice [J]. Chin J Appl Ecol, 14(12):2265-2268. [胡飞，孔垂华，陈雄辉，等，2003. 不同水肥和光照条件对水稻化感特性的影响[J]. 应用生态学报，14(12):2265-2268.]

HU YK, LI KH, WANG X, et al., 2007. The biomass of different species communities of alpine meadow in bayinbulak region [J]. Resour Sci, (3):147-151. [胡玉昆，李凯辉，王鑫，等，2007. 巴音布鲁克高寒草甸不同群落类型的生物量[J]. 资源科学，(3):147-151.]

JABRAN K, FAROOQ M, 2013. Allelopathy // Implications of potential allelopathic crops in agricultural systems [M]. Springer Berlin Heidelberg: 349-385.

KE ZH, CHEN YF, HUI M, et al., 2014. Comparative study on allelopathic effects of *Wedelia trilobata* and *Wedelia chinensis* [J]. J S Chin Norm Univ (Nat Sci Ed) , 46(1): 83-88. [柯展鸿，陈雁飞，惠苗，等，2014. 南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用的比较研究[J]. 华南师范大学学报(自然科学版)，46(1): 83-88.]

KIM YO, LEE EJ, 2011. Comparison of phenolic compounds and the effects of invasive and native species in East Asia: support for the novel weapons hypothesis [J]. Ecol Res, 26(1): 86-94.

LI QL, XIAO HL, 2012. The interactions of soil properties and biochemical factors with plant allelopathy [J]. Ecol & Environ Sci, 21(12): 2031-2036. [李秋玲，肖辉林，2012. 土壤性质及生物化学因素与植物化感作用的相互影响[J]. 生态环境学报，21(12): 2031-2036.]

MA B, BU HY, GE WJ, et al., 2016. Effects of habitat and cooling on seedling growth and biomass allocation of six Gramineae species in an alpine meadow [J]. Chin J Ecol, 35(11): 2912-2917. [马冰，卜海燕，葛文静，等，2016. 生境和降温对高寒草甸 6 种优势禾本科植物幼苗生长和生物量分配的影响[J]. 生态学杂志，35(11): 2912-2917.]

MAYKEL HA, RICARDO HP, DAGOBERTO GS, et al., 2016. Allelopathic influence of residues from *Sphagneticola trilobata* on weeds and crops[1] [J]. Planta Daninha, 33(1):81-90.

MCKEY D, WATERMAN PG, MBI CN, et al., 1978. Phenolic content of vegetation in two african rain forests: Ecological implications [J]. Science, 202: 61-64.

NIE CR, LUO SM, ZENG RS, et al., 2005. Allelopathic potential of *Wedelia trilobata* L.: Effects on germination, growth and physiological parameters of rice [C]. // World Congress on Allelopathy, “establishing the Scientific Base”, Wagga Wagga, New South Wales, Australia, 8: 21-26.

NIE CR, ZENG RS, LUO SM, et al., 2004. Allelopathic potentials of *Wedelia trilobata* L. on rice [J]. Acta Agron Sin, 30(9): 942-946. [聂呈荣，曾任森，骆世明，等，2004. 三裂叶蟛蜞菊对水稻化感作用的初步研究[J]. 作物学报，30(9): 942-946.]

QI SS, DAI ZC, MIAO SL, et al., 2014. Light limitation and litter of an invasive clonal plant, *Wedelia trilobata*, inhibit its seedling recruitment [J]. Ann Bot, 114(2): 425-433.

SI JH, FENG Q, YU TF, et al., 2009. Spatial heterogeneity of soil nutrients in ejina oasis [J]. Chin J Ecol, 28(12): 2600-2606. [司建华，冯起，鱼腾飞，等，2009. 额济纳绿洲土壤养分的空间异质性[J]. 生态学杂志，28(12): 2600-2606.]

SOMBRERO C, 1992. Environmental control of essential oil production in Mediterranean plants [J]. Univ Read.

SONG LY, LI CH, PENG SL, 2010. Elevated CO_2 increases energy-use efficiency of invasive *Wedelia trilobata* over its indigenous congener [J]. Biol Invasions, 12(5): 1221-1230.

SUN JF, WU Y, WU PF, et al., 2013. Allelopathic effect of alcohol extracts from different tissues of *Wedelia trilobata* L. [J]. Guangdong Agric Sci, 40(23):74-78. [孙见凡，吴易，吴鹏飞，等，2013. 入侵植物南美蟛蜞菊不同组织部位浸提物的化感作用研究[J]. 广东农业科学，40(23):74-78.]

WANG RL, STAEHELIN C, DAYAN FE, et al., 2012. Simulated acid rain accelerates litter decomposition and enhances the allelopathic potential of the invasive plant *Wedelia trilobata* (creeping daisy) [J]. Weed Sci, 60(3):462-467.

WU JR, PENG SL, ZHAO HB, et al., 2008. Allelopathic effects of *Wedelia trilobata* residues on lettuce

germination and seedling growth [J]. Allelopathy J, 22(1):197-204.

WU Y, SI CC, SUN JF, et al., 2014. Allelopathic effects of two chemicals in *Wedelia trilobata* root exudates [J]. Acta Agric Boreal-Occident Sin, 23(10): 170-178. [吴易，司春灿，孙见凡，等，2014. 南美蟛蜞菊根系分泌物中 2 种化学物质的化感潜力[J]. 西北农业学报，23(10): 170-178.]

WU YQ, HU YJ, LIAO FL, 2005b. *Wedelia trilobata* —A species from introduced to potential invasive [J]. Guihaia, 25: 413-418.

XIAO HL, PENG SL, ZHENG YJ, et al., 2006. Interaction between plant allelochemicals and allelopathic potential and soil nutrients [J]. Chin J Appl Ecol, 9: 1747-1750. [肖辉林，彭少麟，郑煜基，等，2006. 植物化感物质及化感潜力与土壤养分的相互影响[J]. 应用生态学报，9: 1747-1750.]

XIE LJ, ZENG RS, BI HH, et al., 2010. Allelochemical mediated invasion of exotic plants in China [J]. Allelopathy J, 25(1):31-50.

XU C, LIU XL, LI Q, et al., 2018. Effects of salt stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of rice leaf for nitrogen levels [J]. Chin Bull Bot, 53(2): 185-195. [徐晨，刘晓龙，李前，等，2018. 供氮水平对盐胁迫下水稻叶片光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物学报，53(2): 185-195.]

XU T, KONG CH, 1999. Allelopathy of *Ageratum conyzoides* Ⅲ. allelopathic effects of volatile oil from *Ageratum* on plants under different nutrient levels [J]. Chin J Appl Ecol, 6:748-750. [徐涛，孔垂华，1999. 胜红蓟化感作用研究III.挥发油对不同营养水平下植物的化感作用[J]. 应用生态学报，6:748-750.]

YAN F, YANG ZM, HAN LM, 2000. Review on research methods for allelopathy and allelochemicals in plants [J]. Acta Ecol Sin, 4: 692-696. [阎飞，杨振明，韩丽梅，2000. 植物化感作用(Allelopathy)及其作用物的研究方法[J]. 生态学报，4: 692-696.]

YI L, HU XY, WEI X, et al., 2014. Effect of shade on the leaf microstructure and chloroplast ultrastructure of the invasive *Wedelia trilobata*, the native *W. chinensis* and their hybrid [J]. Guihaia, 34(1):19-26. [易立，胡晓颖，韦霄，等，2014. 遮荫对南美蟛蜞菊、蟛蜞菊及其自然杂交种叶片显微结构及叶绿体超微结构的影响[J]. 广西植物，34(1):19-26.]

YIN HL, TIAN CY, 2013. Effects of nitrogen regulation on photosystem II chlorophyll fluorescence characteristics of functional leaves in sugar beet (*Beta vulgaris*) under salt environment [J]. Chin J Plant Ecol, 37(2):122-131. [尹海龙，田长彦，2013. 氮调控对盐环境下甜菜功能叶光系统 II 荧光特性的影响[J]. 植物生态学报，37(2):122-131.]

YUAN WY, FENG J, ZHANG XY, et al., 2017. Responses of growth of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* to soil nutrients [J]. Chin J Ecol, 36(4): 962-970. [袁伟影，冯进，张晓雅，等，2017. 入侵植物南美蟛蜞菊和本土蟛蜞菊生长对土壤养分的响应[J]. 生态学杂志，36(4): 962-970.]

ZENG R, 2012. Effects of simulated acid rain on the allelopathic potential of invasive weed *Wedelia trilobata* [J]. Allelopathy J, 30(1): 23-32.

ZHANG CY, LIN WX, 2010. Inspiration from the study on continuous cropping obstacles and allelopathic autotoxicity in medicinal plants [C]. Proceedings of the 2010 China Pharmaceutical Conference and the 10th China Pharmacist Week: 477-482. [张重义，林文雄，2010. 基于药用植物化感自毒作用与连作障碍研究的启示[C]. 2010 年中国药学大会暨第十届中国药师周论文集：477-482.]

ZHANG RY, HU HL, HU TX, et al., 2016. Effects of decomposing walnut (*Juglans regia*) leaf litter on growth, photosynthesis and resistance physiology of three recipient plants [J]. J Ecol & Rural Environ, 32(4):595-602. [张如义，胡红玲，胡庭兴，等，2016. 核桃凋落叶分解对 3 种作物生长、光合及抗性生理特性的影响[J]. 生态与农村环境学报，32(4):595-602.]

ZHANG Y, L HG, JIANG XY, et al., 2016. Soil factor influencing juvenile growth of *Liriodendron Chinese* × *tulipifera* [J]. J Zhejiang A & F Univ, (1): 94-101. [张远，李火根，蒋祥英，等，2016. 土壤因子对杂交鹅掌楸幼林生长的影响[J]. 浙江农林大学学报，(1):94-101.]

ZHANG ZH, HU BQ, HU G, 2013. Assessment of allelopathic potential of *Wedelia trilobata* on the germination, seedling growth and chlorophyll content of rape [J]. Adv Mat Res, 807-809: 719-722.

ZHAO GJ, MA HC, HU SJ, et al., 2014. Impacts of *Eupatorium adenophorum* on seed germination and seedling photosynthetic characters of *Bombax ceiba* L. [J]. Chin J Appl & Environ Biol, 20(4):683-689. [赵高卷，马焕成，胡世俊，等，2014. 紫茎泽兰对木棉种子萌发和幼苗光合特性的影响[J]. 应用与环境生物学报，20(4):683-689.]

ZHOU J, WANG YN, MA DW, et al., 2017. Volatile allelochemicals from *Chenopodium ambrosioides* L. induced guard cells apoptosis and its signal regulation in *Vicia faba* L. [J]. Acta Ecol Sin, 37(17):5713-5721. [周健，王亚男，马丹炜，等，2017. 土荆芥挥发性化感物质诱导蚕豆保卫细胞死亡及信号调节[J]. 生态学报，37(17):5713-5721.]

ZHOU YL, LI LY, GAO JQ, et al., 2016. Effects of interspecific competition on the growth of invasive and native species [J]. Chin J Ecol, 35(6):1504-1510. [周雨露，李凌云，高俊琴，等，2016. 种间竞争对入侵植物和本地植物生长的影响[J]. 生态学杂志，35(6):1504-1510.]

ZIMDAHL R, ROBERT L, 2018. Fundamentals of weed science [J]. Herbicides & Plants: 417-443.